Étude du système latéral des Gobiidae : comparaison de méthodes d'observation

par

Jean-Luc BOUCHEREAU* & Olivier GROS (1)

RÉSUMÉ. - En prenant comme exemple le gobie à crête *Lophogobius cyprinoides* (Pallas, 1770), les éléments (canaux et pores et canaux sensoriels muqueux, et papilles sensorielles) composant le système latéral (SL) ont été observés selon plusieurs méthodes de préparation. Des échantillons ont été préparés soit pour observation en microscopie électronique à balayage (MEB), soit pour observation en microscopie photonique après immersion dans du liquide de fixation "Bouin Hollande" ou dans du formol à 4% en eau de mer avant coloration au $KMnO_4$ (technique traditionnelle). Les résultats obtenus avec le MEB et le Bouin Hollande sont meilleurs qu'avec la méthode traditionnelle et présentent une plus grande reproductibilité. Bien que moins rapide et plus onéreuse, la méthode d'évaluation au MEB offre une finesse d'observation qui n'est pas obtenue au Bouin Hollande en raison de la limite du grandissement en microscopie optique. Si l'ultrastructure des papilles sensorielles ne peut être observable qu'au MEB, le SL des poissons Gobiidae peut être facilement étudié de manière approfondie avec les deux méthodologies proposées dans ce travail. Elles sont à préconiser car plus fiables que la technique traditionnelle consistant en une immersion dans une solution de permanganate de potassium et d'acide sulfurique. Celle-ci détériore partiellement les papilles sensorielles du SL rendant son analyse plus délicate.

ABSTRACT. - Study of the lateral system of Gobiids: a comparison of various technical approaches.

The elements of the lateral system (LS) head, trunk and tail of Gobiidae were already highlighted by Sanzo (1911) focusing on the distribution of mucous channels, pores, and sensory papillae. Many authors showed that the LS is useful for the determinations of genus and species in this family. Unfortunately, because the LS is often covered by a mucous layer, and consequently partially hidden, its observation requires a stereo microscope, with a preliminary chemical treatment with potassium permanganate and sulphuric acid. Such a traditional preparation, while aggressive, remains a recourse. Light observations with stereomicroscope are usually insufficient, even after preliminary preparation of the material. Two methods are proposed here in order to evaluate the lateral system of gobiids, using the crested goby *Lophogobius cyprinoides* (Pallas, 1770) as case study. The biology of this cryptobenthic species, living in the Caribbean, is unknown. To investigate the LS, we used the terminology of Sanzo (1911) modified by Miller (1986a). Concerning the first method (M1), samples were fixed a few hours in 2% glutaraldehyde in sea water, washed twice in sea water at room temperature (RT), dehydrated in graded acetone series then critical point dried before observation with a scanning electron microscope (SEM). The second method (M2) consists of a chemical fixation and staining of specimens into a fixative solution of Bouin Holland (400 ml distilled water, 10 g copper acetate, 40 ml formalin, 4 ml acetic acid and 20 g picric acid) for two to three days before observation with a routine stereomicroscope. The traditional method (M3) was implemented as control. In this last case, samples were first fixed in 4% formalin in sea water, rinsed then chemically treated with 10 seconds in 2% $KMnO_4$ solution followed by ten seconds in 0.3% H_2SO_4. M1 and M2 protocols allowed detailed observation of the entire LS, while observations with M3 were biased and not reliable. Besides, the structure of the sensory papillae can be studied thoroughly with SEM. $KMnO_4$ chemical treatment was exclusively employed up to date to investigate the lateral line system of Gobiidae. This study shows that two alternative methodologies exist and are more efficient. These techniques are not new but their successful application to the study of the LS of the crested goby highlights their advantages in order to study small fish species.

Key words. - Gobiidae - Lateral system - Sensory papillae - Mucous pores - Bouin Holland - Scanning Electron Microscopy.

Le système latéral (SL) de la tête, du tronc et de la queue des Gobiidae a été mis en évidence par Sanzo en 1911. Son étude est fondée sur le positionnement et la disposition des canaux et pores muqueux et des papilles sensorielles présentées en deux groupements de base de séries longitudinales et transversales. Les travaux de Böhlke et Robins (1968), Hoese (1971, 1983), Bath (1973), Akihito (1986), Gill *et al.* (1992), et plus récemment de Kovačić et Golani (2007) et de Bouchereau *et al.* (résultats non publiés) ont montré que le SL de la tête et du tronc est très utile dans la classification du genre et de l'espèce. Miller (1963, 1971, 1977, 1986a, 1986b, 1992) l'a largement utilisé dans l'aménagement du système de classification et la taxonomie de la famille des Gobiidae qui représente plus de 2000 espèces (Bouchereau, 2001) dans le sous-ordre des Gobioidei qui en comprend 2211 (Nelson, 2006). Malheureusement, le SL baignant dans du mucus est souvent peu apparent à l'œil nu et son observation nécessite l'emploi d'une loupe à fort grossissement

(1) UMR 7138-CNRS-IRD-MNHN-UPMC, Systématique-Adaptation-Évolution, Équipe "Biologie de la mangrove", Université des Antilles et de la Guyane, UFR des Sciences exactes et naturelles, Département de biologie, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe, FRANCE. [jean-luc.bouchereau@univ-ag.fr] [olivier.gros@univ-ag.fr]

* Corresponding author

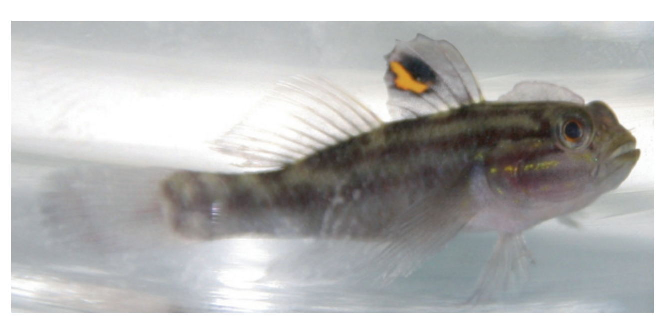


Figure 1. - Le gobie à crête *Lophogobius cyprinoides* (Pallas, 1770) ; longueur totale : 63 mm. *[The crested goby.]*

après un traitement chimique de durée variable au permanganate de potassium et à l'acide sulfurique en différentes proportions (voir les protocoles de Bauchot et Pras, 1980 ; Kovačić, 2005a ; Kovačić et Golani, 2007, par exemple) afin d'améliorer les méthodes traditionnelles d'observation (Sanzo, 1911; De Buen, 1923 ; Iljin, 1930). Ces traitements traditionnels demeurent un recours d'après la littérature (De Buen, 1923; Iljin, 1930; Kovačić, 2005a, 2005b; Kovačić et Golani, 2007) lorsque les observations directes effectuées sous loupe binoculaire sont insuffisantes. Même dans le cas de préparations sommaires comme l'injection dans les canaux muqueux de colorant (Miller, 1986b) ou d'air à faible pression (Kovačić, 2005b), le traitement au permanganate reste privilégié.

Dans la littérature, les résultats sont présentés soit sous forme de texte, soit sous forme de schémas de synthèse plus ou moins détaillés (Sanzo, 1911), comprenant rarement l'ensemble du SL de la tête et encore plus rarement celui du tronc ou de la queue. Les séries de papilles y sont mentionnées par des points dont la représentativité n'est que peu rigoureuse. Ils correspondent chacun à une unité de papilles observée ou fictive (servant à remplir le dessin sans respect du nombre dans la série, donc non rigoureusement justifiée). De plus, le nombre de papilles comptées est fourni aléatoirement pour certaines séries choisies, et parfois placé systématiquement sous forme de tableau avec la représentation pour chaque face droite et gauche (Miller, 1988). Quand des documents photographiques sont fournis, les séries sont plus ou moins grossièrement représentées par un trait, mais sans papille apparente (Kovačić et Golani, 2007). Déjà, Miller (1986a) avertissait que les colorations par traitement à l'acide chromique (Sanzo, 1911) ou au tannate ferrique (De Buen, 1923) décalcifiaient au moins les structures osseuses superficielles et, qu'avec celle au permanganate de potassium (Iljin, 1930), elles avaient un effet nuisible sur l'aspect général du spécimen étudié. Beaucoup d'auteurs ne discutent pas de la validité de cette méthode quand ils l'utilisent et ne montrent pas de résultats directs mais une interprétation synthétique d'observations de matériels bruts et traités sous forme récapitulative de texte, schéma ou dessin.

D'autres méthodes d'observation du SL ont été utilisées avec succès chez différentes espèces de Téléostéens (Flock et Wersäll, 1962a, 1962b ; Flock, 1964 ; Appelbaum et Schemmel, 1983 ; Blaxter *et al.*, 1983 ; Münz et Claas, 1983) mais n'ont jamais été appliquées aux Gobiidae. L'objectif de cette étude est de comparer l'apport de deux de ces techniques pour évaluer la répartition des éléments du SL des Gobiidae en choisissant l'exemple du gobie à crête *Lophogobius cyprinoides* (Pallas, 1770).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Matériel d'étude

Le genre *Lophogobius* (Gobiidae) comprend trois espèces réparties sur les côtes du Pacifique et de l'Atlantique. *L. bleekeri* (Popta, 1921), se trouve dans le Pacifique ouest, Malaisie (Ng *et al.*, 1999) et Nouvelle-Guinée (Kailola, 1991), *L. cristulatus* (Ginsburg, 1939) se trouve dans l'Est du Pacifique Central (Hoese, 1995) et *L. cyprinoides* (Pallas, 1770) en Atlantique ouest, des Bermudes (Floride) à la côte nord de l'Amérique du sud (Robins et Ray, 1986 ; Böhlke et Chaplin, 1993) en passant par les Antilles. Ces deux derniers possèdent une crête sur la tête plus développée (Dawson, 1972) chez *L. cyprinoides* que chez *L. cristulatus*.

Le gobie à crête, *L. cyprinoides,* a une longueur totale (LT) maximale de 100 mm (Cervigón, 1966, 1994), un corps subcylindrique, plutôt allongé et effilé en arrière, une grosse tête surbaissée avec de gros yeux rapprochés sur le dessus, des grosses lèvres et des joues proéminentes. La biologie de cette espèce cryptobenthique n'est pas connue. Son habitat est localisé dans des anfractuosités en bordure et sur tout le fond des lagunes à mangrove. Sa particularité est la crête dermique qui apparaît en extension dans la région interorbitaire jusqu'à l'avant de l'origine de la nageoire dorsale. De manière générale, la soudure des deux nageoires pelviennes forme le disque pelvien ventral qui a une fonction limitée de ventouse et de locomotion. *L. cyprinoides* a été échantillonné dans la lagune de la Manche-à-Eau située en Guadeloupe aux Antilles Françaises décrite par Bouchereau *et al.* (2008) puis Mantran *et al.* (2009). L'un des premiers objectifs de l'étude de sa biologie a concerné la caractérisation du SL de la tête, du tronc et de la queue suivant la distribution des canaux et des pores muqueux ou gros pores, et des papilles sensorielles ou génipores (Bouchereau *et al.*, résultats non publiés). Pour étudier ceux de *L. cyprinoides*, nous avons adopté la terminologie de Sanzo (1911) modifiée par Miller (1986a).

Méthodes

Selon la destination de l'étude, des individus (32 < LT (mm) < 78) ont été, pour une partie réfrigérés, et pour l'autre fixés sans limite de temps, soit dans du glutaraldéhyde à 2%

en eau de mer, soit dans du liquide de Bouin Hollande qui possède une osmolarité respectant celle de l'eau de mer et donc des tissus d'animaux marins (Gabe, 1968), soit dans du formol à 5% en eau de mer. Les individus ont été manipulés précautionneusement pour éviter tout dommage des papilles sensorielles constituant le SL et les écailles ; la moindre altération devient flagrante au microscope électronique à balayage (MEB).

Observations au MEB (méthode M1)

Les individus sont intégralement plongés dans la solution de fixation puis rincés dans trois bains successifs d'eau de mer de quinze minutes chacun. Les échantillons sont alors déshydratés dans une série de bains d'acétone de concentration croissante (30, 50, 70, 95%) et trois bains d'acétone à 100% de quinze minutes chacun. Ils sont ensuite desséchés par la méthode du point critique (CO_2) dans un appareil Bio-rad (Polaron critical point dryer), puis métallisés à l'or avant observation à l'aide d'un microscope électronique à balayage (MEB) Hitachi-S-2500 sous une tension d'accélération de 20 kV.

Pour l'étude du SL au niveau de la tête, des têtes ont été prélevées sur des spécimens appartenant à chacune des trois catégories de taille suivantes, petite (LT ≤ 33 mm), moyenne (34 ≤ LT ≤ 66 mm) et grande (67 ≤ LT ≤ 100 mm), obtenues en divisant par trois la taille maximale observée pour *L. cyprinoides*, soit 100 mm (Cervigón, 1966). Nous avons travaillé préférentiellement sur plusieurs individus entiers de petite taille (32 < LT (mm) < 40) pour contrôler la régularité de la distribution de l'ensemble des séries de papilles du SL. Les études ont été réalisées à partir de documents photographiques qui permettent de garder la trace des différentes distributions observées.

Fixation au Bouin Hollande (méthode M2)

Les spécimens sont plongés dans du liquide de Bouin Hollande (400 ml d'eau distillée, 10 g d'acétate de cuivre, 40 ml de formol, 4 ml d'acide acétique et 20 g d'acide picrique) puis observés en microscopie photonique.

Traitement au permanganate de potassium (méthode traditionnelle M3)

Nous avons suivi les protocoles de Bauchot et Pras (1980) et de Kovačić et Golani (2007). Pour celui de Bauchot et Pras (1980), nous avons sélectionné un lot d'individus de tailles et de sexes différents préalablement fixés dans du formol à 4% en eau de mer. Ils sont ensuite traités par un bain de dix secondes en solution de permanganate de potassium ($KMnO_4$) à 2% et d'acide sulfurique (H_2SO_4) à 0,3%, puis rincés à l'eau courante sans le bain d'acide chromique à 5% préconisés par les auteurs. Le protocole de Kovačić et Golani (2007) a été appliqué sur un lot d'individus aussi fixés au formol, mais ensuite traités par un bain de vingt secondes en solutions successives de $KMnO_4$ à 2% et d'H_2SO_4 à 0,3%, puis rincés à l'eau courante. Les spécimens sont ensuite observés en microscopie photonique.

RÉSULTATS

Les observations au MEB (M1), sous la loupe binoculaire après traitement des individus au Bouin Hollande (M2), ainsi que les prises de vues respectives effectuées sur des individus de tailles et de sexes différents permettent de mettre en évidence l'ensemble du SL de la tête dans tous ses détails. Les pores muqueux des canaux (Fig. 2A, B) oculoscapulaires antérieur (σ, λ, ϰ, ω, α, β, ϱ) et postérieur (ϱ', ϱ''), et préoperculaire (γ, δ, ε) et l'ensemble des séries de papilles sensorielles inventoriées par Sanzo (1911) peuvent aisément être répertoriés. Les séries verticales 1 à 4 continues et les finales 5 et 6 discontinues coupées par la *b* (Fig. 2C, D) sont présentes. Les séries longitudinale *a*, verticale 7, *r'* de la région post orbitale *e* et la série *tr* de la région de l'oculoscapulaire située au-dessus de la série *u* sont identifiées comme absentes. La série *e* est discontinue au niveau de la commissure des lèvres et se poursuit sous la mâchoire inférieure latéralement avec les séries *f* et *i* de la région mandibulaire-oculoscapulaire). Sous la partie postérieure de la crête (Fig. 2D), les papilles sensorielles sont non alignées, la répartition des séries *la*, *la'*, *la''* est différente de celles annoncées par Sanzo (1911) et Bauchot et Pras (1980), car elles sont plutôt verticales qu'horizontales, tandis que la série *as* est orientée plutôt verticalement qu'horizontalement (Fig. 2B). Les observations du SL de la tête faites au microscope photonique avec la méthode M3 ne donnent pas de bons résultats. En effet, les échantillons sont tous attaqués par l'acide sulfurique après des bains espacés de 20 secondes, et sont à peine présentables après des bains espacés de 10 secondes (Fig. 2E). Pour cette raison nous l'avons abandonnée rapidement. Le nombre de génipores comptés dans leurs séries correspond à celui mentionné sur la figure de synthèse de nos observations du SL de la tête de *L. cyprinoides* (Fig. 2F).

Avec M1 et M2, le SL du tronc de *L. cyprinoides* est visible et très développé avec 19 séries transverses médianes *ltm* (Fig. 3A), 4 dorsales *ld* (Fig. 3A), 3 caudales *lc* (Fig. 3B, C). La série ventrale *w* n'est pas montrée. Avec M3, le SL du tronc d'un spécimen n'est représenté que par quelques séries, jamais par leur ensemble.

La structure fine des papilles sensorielles n'a pu être étudiée qu'au MEB avec des grossissements supérieurs à ceux de la microscopie photonique et une meilleure résolution. Les papilles sont orientées de la même façon dans chaque série (Fig. 3D, E). La morphologie d'une papille peut être décrite (Fig. 3F) et ses caractéristiques dimensionnelles mesurées.

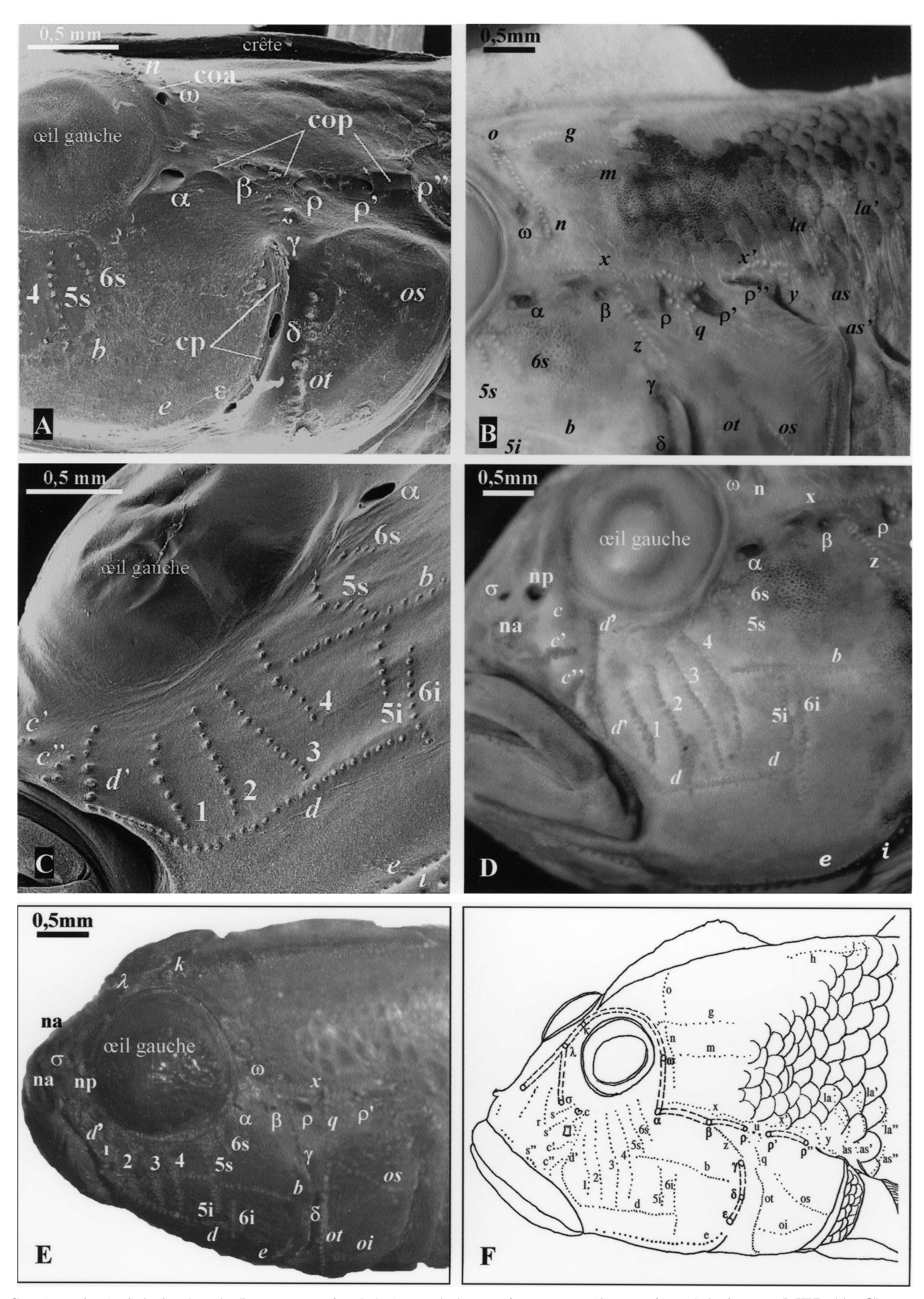


Figure 2. - Système latéral de la tête de *L. cyprinoides* (côté gauche) au microscope électronique à balayage MEB (**A**, **C**), au microscope optique après coloration au Bouin Hollande (**B**, **D**) et au permanganate de potassium (**E**) ; schéma de synthèse (**F**). coa : canal oculoscapulaire antérieur ; cop : canal oculoscapulaire postérieur ; po : préoperculaire ; na : narine antérieure ; np : narine postérieure. *[Head lateral system of* L. cyprinoides *(left side) with scanning electronic microscope SEM (***A**, **C***) with optical microscope after Bouin Holland coloration (***B**, **D***) and potassium permanganate coloration (***E***); diagram of synthesis (***F***). coa: anterior oculoscapular channel; cop: posterior oculoscapular channel; po: preopercular channel; na: anterior nostril; np: posterior nostril.]*

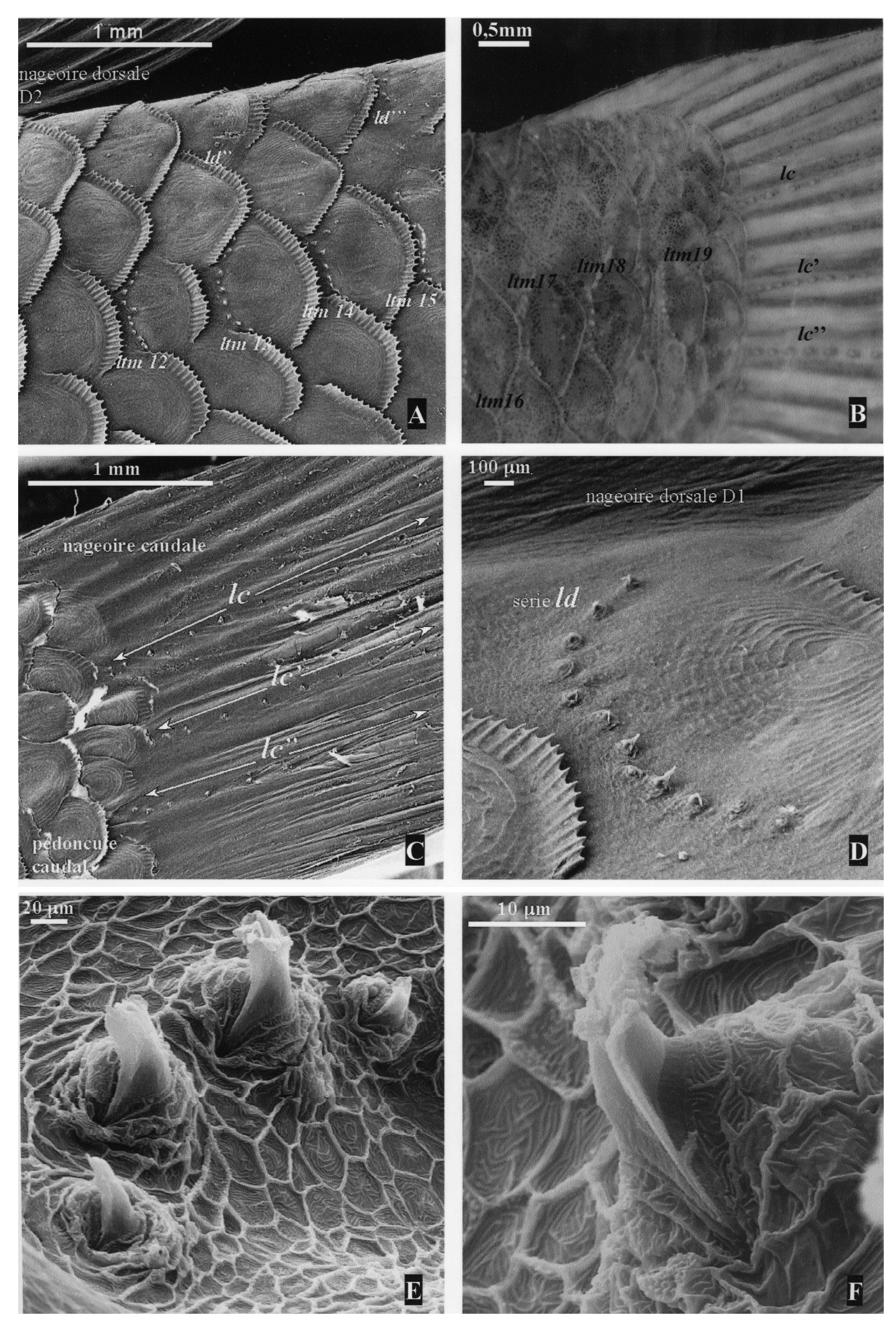


Figure 3. - Système latéral du tronc de *L. cyprinoides* (côté gauche). **A** : séries transversales médianes, *ltm*, et dorsales, *ld* (MEB) ; **B** : séries horizontales caudales, *lc*, observées au microscope optique après coloration au Bouin Hollande ; **C** : séries transversales médianes, *ltm*, et horizontales caudales, *lc* (MEB). Les papilles sensorielles (MEB) : **D** et **E** : orientation dans les séries ; **F** : morphologie. *[Trunk lateral system of* L. cyprinoides *(left side). **A**: median,* ltm*, and dorsal,* ld*, transverse serie (SEM); **B**: caudal horizontal series,* lc*, viewed with the light microscope after Bouin Holland staining; **C**: median transverse,* ltm*, and caudal,* lc*, series (SEM). Sensory papillae (SEM): **D** and **E**: orientation in the series; **F**: morphology.]*

DISCUSSION

La méthode M3 au permanganate de potassium et à l'acide sulfurique (M3) a été abandonnée après de multiples essais qui ont tous abouti à une documentation peu représentative et fiable. Cette méthode altère énormément le matériel et empêche objectivement de se prononcer sur une description du SL. L'observation ne permet pas de savoir si l'absence observée de composants du SL de la tête, du tronc ou de la queue est d'origine ou si elle est due au traitement chimique agressif. M3 ne nous a pas permis d'apprécier correctement la complexité architecturale du SL de *L. cyprinoides*. Le contraste de couleur est faible, marron sur marron, avec M3, alors qu'il est plus fort, blanc sur vert avec M2. Pourtant, beaucoup d'auteurs présentent leurs résultats, sur les Gobiidae, après une simple observation directe sous loupe ou microscope, et sont satisfaits de l'utilisation de cette méthodologie quand ils l'utilisent comme appoint. En revanche, des documents photographiques justifiant leurs observations n'accompagnent qu'occasionnellement leurs schémas de synthèse.

Les méthodes que nous proposons, microscope électronique à balayage (M1) ou microscopie photonique après fixation-coloration au Bouin Hollande (M2), rendent possible l'observation de l'ensemble du SL d'un Gobiidae. Ces deux méthodes peuvent être appliquées de façon complémentaire. M2, plus facile à mettre en place, peut être utilisée pour une vérification rapide. M1 peut servir à confirmer ce qui n'aurait été seulement parfois que supposé avec M2. Si M1 représente un coût plus élevé que M2, elle permet l'exploration et l'observation dans les trois dimensions et d'obtenir rapidement des images de tous les angles désirés. De plus, le grossissement et la résolution (3 nm) obtenus au moyen du MEB étant supérieurs à celui du microscope photonique (résolution 0,2 μm), le champ d'évaluation du SL s'ouvre à l'étude plus fine de ses composants, comme la structure des papilles sensorielles.

L'utilisation du microscope électronique à balayage et de la microscopie photonique après fixation au Bouin Hollande ont permis l'obtention de résultats tangibles et aisément reproductibles. Les documents photographiques obtenus avec M1 et M2, observés ensemble, facilitent et confortent les interprétations que l'on peut avancer ; ils restent réutilisables pour des contrôles ultérieurs. Ces deux méthodes permettent également d'assurer la validation des résultats de comptage ou de mesures susceptibles d'être vérifiées à tout moment par tout observateur. De plus, les positions relatives et les orientations des pores muqueux, ainsi que les nombres de papilles sensorielles dans leurs séries respectives peuvent être mieux détaillées. Avec ces deux nouvelles méthodologies d'études du SL des Gobiidae, qu'elles soient menées ensemble ou indépendamment, le travail sur les documents

Tableau I. - Résumé des avantages et inconvénients des trois méthodes M1, M2, M3, utilisées pour étudier le système latéral des Gobiidae ; MEB : microscopie électronique à balayage ; Bouin Hollande : méthode expliquée dans le texte ; permanganate de potassium : méthode expliquée dans le texte, adaptée de Iljin (1930). *[Summary of advantages and disadvantages of the three methods M1, M2, M3, used to study the lateral system of gobiids; MEB: scanning electron microscope; Bouin Hollande: method explained in the text; potassium permanganate, method explained in the text, adapted from Iljin (1930).]*

Méthodes	Avantages	Inconvénients
M1 (MEB après point critique et métallisation)	- observation possible de tous les détails de l'ensemble du SL - qualité des observations et reproductibilité des résultats - observation de l'ultrastructure des papilles, mesures précises (résolution de 3 nm) - complémentarité avec M2	- méthode coûteuse, peu facile à mettre en œuvre en routine - temps de préparation des échantillons plus long qu'avec M2 et nécessitant des appareils spécifiques (point critique, métalliseur) ; l'utilisation du MEB environnemental est plus avantageuse (pas de préparation spéciale des spécimens)
M2 (Microscopie photonique après Bouin Hollande)	- observation possible de tous les détails de l'ensemble du SL - plus rapide que M1, peu coûteuse et plus facile à mettre en œuvre en routine - reproductibilité des résultats - complémentarité avec M1	- espace réduit gênant, car cela rend difficile les prises de vues sous loupe binoculaire (problème de profondeur de champ insuffisante) - résolution de type photonique 0,2μm) ne permettant pas d'observer l'ultrastructure des papilles sensorielles
M3 (Microscopie photonique après permanganate de potassium)	- pas d'avantages	- méthode corrosive, perte de matériel, d'éléments du SL - faible contraste - observation difficile de tous les détails des trois grandes parties du SL - peu fiable et non reproductible

photographiques imprimés permet une économie de temps entre le début de la préparation de l'échantillon et la finalisation d'un document de synthèse.

Le présent travail démontre pour la première fois la possibilité d'utiliser d'autres méthodologies plus performantes et exhaustives que le traitement chimique exclusivement employé à ce jour pour approfondir l'étude du SL des Gobiidae. Leurs avantages et inconvénients sont résumés dans le tableau I. Les techniques auxquelles ces méthodes font appel (observations au MEB et au microscope photonique après coloration au Bouin Hollande) ne sont pas nouvelles et ont été appliquées à de nombreuses reprises sur des Téléostéens autres que les Gobiidae et à des poissons non Téléostéens. L'intérêt de la microscopie électronique (MEB) a été démontré avec des études, déjà anciennes, sur le SL de la sole *Solea solea* (Linnaeus, 1758) (Appelbaum et Schemmel, 1983), du tilapia du Nil *Oreochromis niloticus niloticus* (Linnaeus, 1758) (Münz et Claas, 1983) ou du hareng *Clupea harengus* Linnaeus, 1758 (Blaxter *et al*., 1983). Il en est de même de la microscope électronique à transmission (MET) sur l'ultrastructure des cellules ciliées du SL acoustique de *Lota lota* (Linnaeus, 1758) (Flock et Wersäll, 1962a, 1962b ; Flock, 1964). La validité de ces techniques pour l'étude du SL des Gobiidae est mise en évidence pour la première fois par cette étude de *L. cyprinoides*. Les avantages de ces techniques bénéficieront à l'étude de poissons de petite taille autres que des Gobiidae. De nouvelles observations du SL d'espèces différentes sont prévues au moyen du MEB environnemental. Cette technique ne nécessite pas de métallisation préalable des spécimens et permet donc de gagner du temps lors de la préparation d'échantillons hydratés, en évitant les artéfacts liés à l'utilisation du point critique, et devrait donc encore améliorer les études du SL.

Remerciements. - Nous remercions le Centre Commun de Caractérisation des Matériaux (C^3MAG) de l'Université des Antilles et de la Guyane qui a mis ses équipements à notre disposition pour la réalisation de ce travail. Nous remercions les arbitres pour les améliorations apportées à la version initiale du manuscrit.

RÉFÉRENCES

AKIHITO, PRINCE, 1986. - Some morphological characters considered to be important in gobiid phylogeny. *In*: Indo-Pacific Fish Biology: Proc. 2nd Int. Conf. on Indo-Pacific Fishes (Uyeno T., Arai R., Taniuchi T. & Matsuura K., eds), pp. 629-639. Tokyo: Ichthyological Society of Japan.

APPELBAUM S. & SCHEMMEL C., 1983. - Dermal sense organs and their significance in the feeding behaviour of the common sole *Solea vulgaris*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3: 29-36.

BATH H., 1973. - Wiederbeschreibung der Grundelart *Gobius macrocephalus* Kolombatovic aus dem Mittelmeer und Aufstellung einer Gattung *Millerigobius* (Teleostei: Gobioidea: Gobiidae). *Senckenberg. Biol.*, 54: 303-310.

BAUCHOT M.L. & PRAS A., 1980. - Guide des Poissons marins d'Europe. 427 p. Lausanne-Paris: Delachaux & Niestlé.

BLAXTER J.H.S., GRAY J.A.B. & BEST C.G., 1983. - Structure and development of the free neuromast and lateral line system of herring. *J. Biol. Ass. UK*, 63: 247-260.

BÖHLKE J.E. & ROBINS C.R., 1968. - Western Atlantic seven-spined gobies, with description of ten new species and a new genus, and comments on Pacific relatives. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 120(3): 45- 174.

BÖHLKE J.E. & CHAPLIN C.C.G., 1993. - Fishes of the Bahamas and Adjacent Tropical Waters (2nd edit.). 629 p. Austin: Univ. of Texas Press.

BOUCHEREAU J.L., 2001. - Famille des Gobiidae. *In*: Atlas des Poissons d'Eau douce de France. *Patrimoines Naturels,* 47 (Keith P. & Allardi J., eds.), pp. 336-337. Paris: SPN / IEGB / MNHN.

BOUCHEREAU J.L., CHAVES P. T. C. & MONTI D., 2008. - Factors structuring the ichthyofauna assemblage in a mangrove lagoon (Guadeloupe, French West Indies). *J. Coast. Res.*, 24(4): 969-982.

CERVIGÓN F., 1966. - Los Peces marinos de Venezuela. Vol 2. *Monogr.*, 12, pp. 439-952. Caracas: Fundación La Salle de Ciencias Naturales.

CERVIGÓN F., 1994. - Los Peces marinos de Venezuela. Vol. 3., 295 p. Caracas: Fundación Científica Los Roques.

DAWSON C.E., 1972. - A redescription of *Lophogobius cristulatus* Ginsburg (Pisces: Gobiidae) with note on *Lophogobius cyprinoides* (Pallas). *Proc. Biol. Soc. Washington*, 84: 371-384.

DE BUEN F., 1923. - *Gobius* de la Península Ibérica y Baleares. Grupos *lesueurii*, *colonianus*, *affinis* y *minutus*. *Mem. Inst. Esp. Oceanogr.*, 3(3): 123-266.

FLOCK A., 1964. - Structure of the macula utriculi with special reference to directional interplay of sensory responses as revealed by morphological polarization. *J. Cell Biol.,* 22(2): 413-431.

FLOCK A. & WERSALL J., 1962a. - Synaptic structures in the lateral line canal organ of the teleost fish *Lota vulgaris*. *J. Cell Biol.*, 13: 337-343.

FLOCK A. & WERSALL J., 1962b. - A study of the orientation of the sensory hairs of the receptor cells in the lateral line organ of fish, with special reference to the function of the receptors. *J. Cell Biol.*, 15: 19-27.

GABE M., 1968. - Techniques histologiques. 1113 p. Paris: Masson.

GILL H.S., BRADLEY J.S. & MILLER P.J., 1992. - Validation of the use of cephalic lateral-line papillae patterns for postulating relationships among gobioid genera. *Zool. J. Linn. Soc.*, 106: 97-174.

HOESE D.F., 1971. - A revision of the eastern Pacific species of the Gobiid fish genus *Gobiosoma*, with a discussion of relationships of the genus. PhD diss., 213 p. Univ. of California, San Diego.

HOESE D.F., 1983. - Sensory papilla patterns of the cheek lateralis system in the Gobiid fishes *Acentrogobius* and *Glossogobius*, and their significance for the classification of gobioid fishes. *Rec. Aust. Mus.*, 35: 223-229.

HOESE D.F., 1995. - Gobiidae. Gobios, chanquetes y guasetas. *In*: Guía FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental, 3 Vols. (Fischer W., Krupp F., Schneider W., Sommer C., Carpenter K.E. & Niem V., eds), pp. 1129-1135. Rome: FAO.

ILJIN B.S., 1930. - Le système des Gobiidés. *Trab. Inst. Esp. Oceanogr.*, 2: 1-63.

KAILOLA P.J., 1991. - The Fishes of Papua New Guinea: a Revised and Annotated Checklist. Vol. III. Gobiidae to Molidae. *Res. Bull.* 41, 153 p. Research Section, Dept. of Fisheries and Marine Resources, Papua New Guinea.

KOVAČIĆ M., 2005a. - A new species of *Knipowitschia* (Gobiidae) from Dalmatia, Croatia. *Cybium*, 29(3): 275-280.

KOVAČIĆ M., 2005b. - Morphological variability of *Pomatoschistus canestrinii* (Gobiidae) with the reduction of squamation and head canals. *Cybium*, 29(4): 373-379.

KOVAČIĆ M. & GOLANI D., 2007. - First record of *Papillogobius melanobranchus* in the Mediterranean Sea and new data on geographic distributions, bathymetric ranges and morphology of several small benthic fishes in the Levant. *Cybium*, 31(4): 417-425.

MANTRAN M., HAMPARIAN R. & BOUCHEREAU J.L., 2009. - Géomorphologie et hydrologie de la lagune de la Manche-à-Eau (Guadeloupe, Antilles françaises); Geomorphology and hydrology of the Manche-à-Eau lagoon (Guadeloupe, French West Indies). *Géomorphol. : Relief, Processus, Environ.*, 3: 47-57.

MILLER P.J., 1963. - Taxonomy and biology of the genus *Lebetus* (Teleostei- Gobioidea). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 10(3): 207-256.

MILLER P.J., 1971. - A revision of Mediterranean gobiid genus *Chromogobius* (Teleostei-Perciformes). *J. Zool.*, 164: 305-334.

MILLER P.J., 1977. - Gobies from Rhodes and the systematic features of *Zebrus zebrus* (Teleostei: Gobiidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 60: 339-362.

MILLER P.J., 1986a. - Gobiidae. *In*: Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, Vol. III (Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.C., Nielsen J. & Tortonese E., eds), pp. 1019-1085. Paris: Unesco.

MILLER P.J., 1986b. - Reproductive biology and systematic problems in gobioid fishes. *In:* Proc. 2nd Int. Conf. on Indo-Pacific Fishes, Tokyo (Japan), 1985. (Uyeno T. Arai R., Taniuchi T. & Matsuura K., eds), pp. 640-647. Tokyo: Ichthyological Society of Japan.

MILLER P.J., 1988. - New species of *Corcyrogobius*, *Thorogobius* and *Wheelerigobius* from West Africa (Teleostei: Gobiidae). *J. Nat. Hist.*, 22: 1245-1262.

MILLER P.J., 1992. - A new species of *Didogobius* (Teleostei: Gobiidae) from the Adriatic Sea. *J. Nat. Hist.*, 26: 141-149.

MÜNZ H. & CLAAS B., 1983. - The functional organization of neuromasts in the lateral-line system of a cichlid fish. *In*: Advances in Vertebrate Neuroethology (Ewert J.P., Capranica R.R. & Ingle D.J., eds), pp. 301-307. New York: Plenum Press.

NELSON J.S., 2006. - Fishes of the World (4th edit.). 601 p. New York: John Wiley & Sons.

NG H.H., TAN H.H. & LIM K.K.P., 1999. - The inland fishes of Pulau Tioman, Peninsular Malaysia. *Raffles Bull. Zool.*, (Suppl. 6): 169-187.

ROBINS C.R. & RAY G.C., 1986. - A Field Guide to Atlantic Coast Fishes of North America. 354 p. Boston, USA: Houghton Mifflin Company.

SANZO L., 1911. - Distribuzione della papille cutanee (organi ciatiforme) e suo valore sistematico nei Gobi. *Mitteil. Zool. Stat. Neapel*, 20: 249-328.